Dugesiana 18(2): 181-187
Fecha de publicación: 28 de febrero de 2012

Ciclo reproductivo de *Blackburneus saylorea* (Robinson, 1940) (Coleoptera: Aphodiinae), escarabajo coprófago de la ladera oriental del Volcán Cofre de Perote, Veracruz, México

Reproductive cycle of *Blackburneus saylorea* (Robinson,1940) (Coleoptera,Aphodiinae), coprophagous beetle from Western slope of volcano Cofre de Perote, Veracuz, Mexico

Imelda Martínez M. y Teresa Suárez L.
Instituto de Ecología A. C. Red de Ecoetología, Antigua carretera a Coatepec # 351. El Haya. 91070 Xalapa, Veracruz, México

RESUMEN

Se estudió el ciclo reproductivo de *Blackburneus saylorea* que se encuentra en la ladera oriente del Volcán Cofre de Perote, Veracruz. En esta especie los sistemas reproductivos son semejantes a los que presentan en otras especies de Aphodiini. Es una especie multivoltina, se reproduce durante todo el año en condiciones de terrario, como ocurre en el campo. Su ciclo de vida dura aproximadamente 45 días. Las hembras ovipositan hasta 8 huevos en una cámara de puesta en el suelo, bajo la boñiga. El desarrollo preimaginal dura aproximadamente 25 días. Las larvas estado 1 suben al estiércol fresco y ahí se desarrollan a larvas estado 2, las del estado 3 regresan al suelo, se transforman en pupas y después en imagos. Los imagos jóvenes maduran sexualmente entre los 5 y los 10 días después de la emergencia, el periodo de reproducción dura aproximadamente 10 días y después mueren.

Palabras clave: Aphodiinae, escarabajo del estiércol, México, oviposición, desarrollo preimaginal, madurez sexual.

ABSTRACT

A study was conducted of the reproductive cycle of the dung beetle *Blackburneus saylorea*, found on the eastern slope of the volcano Cofre de Perote, Veracruz, Mexico. The reproductive system of this species is similar to that of other species of Aphodiini. It is a multivoltine species, reproducing throughout the year under terrarium conditions, as it does in the wild. The life cycle of this species lasts about 45 days. Females lay up to 8 eggs in a chamber located below a dung pat. Preimaginal development lasts about 25 days. Stage 1 larvae go up to fresh manure and develop to stage 2; at stage 3, the larvae return to the soil, pupate and become imagos. Young imagos become sexually mature at between 5 and 10 days following emergence and the subsequent reproductive period lasts about 10 days, after which they die.

Key words: Aphodiinae, dung beetle, Mexico, oviposition, preimaginal development, sexual maturity.



INTRODUCCIÓN

Los Aphodiinae están representados por más de 2,000 especies (Dellacasa 1987a, b, 1991) conformando así el grupo más numeroso de escarabajos estercoleros. Después de la revisión efectuada por Dellacasa *et al.* (2001), se reconoció la existencia de alrededor de 200 géneros (Bordat, 2003; Dellacasa, 2005; Dellacasa *et al*., 2002a, b, 2004; Ziani 2002; Gordon y Skelley 2007). La distribución de las especies de este grupo es mundial (Dellacasa 1987a, b, 1988a, b, 1991, 1995) y su diversidad genérica y específica es de las más grandes dentro de Scarabaeoidea.

Los Aphodiinae, además de los Scarabaeinae y Geotrupinae, usan el estiércol del ganado bovino para su reproducción y alimentación (Lumaret 1980, Halffter y Edmonds 1982, Hanski y Cambefort 1991). Al utilizar el estiércol, reducen la pérdida de elementos nitrogenados e incrementan la fertilidad y la productividad del suelo (Fincher 1981; Rougon *et al.*, 1988; Yokohama et al. 1991) y destruyen los huevos y quistes de parásitos del ganado (Bryan 1973; Fincher 1975; Durie, 1975; Chirico *et al.*, 2003).

Sin embargo, las prácticas agropecuarias actuales usadas en las zonas ganaderas como son la aplicación de insecticidas, herbicidas y medicamentos veterinarios, provoca la desaparición de los escarabajos estercoleros y en consecuencia se pierden áreas de pastizales (Martínez M. *et al*., 2000, 2001, Lumaret y Martínez, 2005; Martínez M. y Lumaret 2006).

Los Aphodiinae predominan en latitudes templado-frías del hemisferio norte (Hanski 1991) y en la región Neártica (Lobo 2000). En las regiones Subtropicales y Tropicales se han estudiado hasta años recientes, principalmente en la República Mexicana.

En México se conoce la riqueza específica y la distribución de las especies de Aphodiinae (Cabrero *et al*., 2007b, 2010). En cuanto a su biología, se sabe que la mayoría de las especies conocidas son coprófagas, tienen hábitos endocópridos y están asociadas a los pastizales ganaderos tropicales, sobre todo, de alta montaña (Cabrero *et al*, 2010). Se conoce la anatomía reproductiva de algunas especies relacionándola con la de Scarabaeinae y Geotrupinae (Martínez M. *et al.,* 2001 a),

el comportamiento de puesta de otras especies (Martínez y Alvarado, 2001; Martínez, 2008) y la fenología y los ciclos reproductivos de varias especies (Cruz *et al.,* 2002; Martínez M., 2005, 2008; Martínez M. y Suarez 2006, Cabrero-Sañudo *et al*., 2007a).

El género *Blackburneus* (s.l.) tiene una distribución Neártica, Neotropical, Oriental y Afrotropical. Se han descrito alrededor de 37 especies, de las cuales cinco se encuentran distribuidas en México: *Blackburneus charmionus* (Bates, 1887), *B. guatemalensis* (Bates, 1887), *B. (*s.l.*) rubeolus* (Palisot de Beauvois, 1805)*, B. (*s.l.*) saylori* Hynton, 1934 y *B. saylorea* (Robinson, 1940). En México, las especies de este género suelen habitar zonas de montaña. Han sido encontradas entre los 1730 y los 2090 metros de altitud. Aparentemente prefieren localidades con temperaturas medias relativamente elevadas (entre 15.8ºC y 18.4ºC) y precipitaciones moderadas (entre los 732 y los 1410 mm) (Cabrero *et al.,* 2010).

Blackburneus saylorea es una especie pequeña, mide 2.7 milímetros de longitud, de color negro brillante, que se ha encontrado en localidades del Sistema Volcánico Transversal, del sur de la Sierra Madre Oriental y de la Sierra Madre del Sur de México, aunque es probable que también se encuentre en la Sierra de Chiapas y en el sur de la Sierra Madre Occidental. Esta especie está activa durante todo el año. Muestra hábitos coprófagos y se han encontrado en excrementos de caballo, vaca y oveja (Cabrero *et al.,* 2010).

En este trabajo se presentan datos sobre el ciclo reproductivo de *Blackburneus saylorea* especie diurna, coprófaga, endocóprida, común en los pastizales inducidos de la zona ganadera que se encuentra en la ladera oriente del Volcán Cofre de Perote, Veracruz, en la Sierra Madre Oriental de México.

MATERIAL Y MÉTODOS

Este estudio se llevó a cabo con individuos de *Blackburneus saylorea* criados en condiciones ambientales de insectario, a 20°C, 63% de humedad relativa, 14 horas de fotoperiodo y alimentación constante con estiércol vacuno.

El pie de cría se obtuvo en el rancho Pextlan, ubicado en el Municipio de Xico, Veracruz a 19° 25’29’’ norte, 97° 01’ 43’’ oeste y una altitud de 1465 metros, sobre la ladera oriente del volcán Cofre de Perote, Veracruz, México.

Los individuos adultos colectados en la boñiga fueron colocados en 20 terrarios de plástico de 11 x 5 centímetros con tapa con hoyos para la ventilación. Cada terrario contenía tierra húmeda, 20 individuos y estiércol para su alimentación y desarrollo. Como en esta especie no hay dimorfismo sexual, los individuos que se colocaban en los terrarios se escogían al azar. Los terrarios se revisaron cada 5 días hasta obtener los insectos recién emergidos. Durante cada revisión se hicieron las anotaciones correspondientes.

Para determinar la edad de madurez sexual de esta especie, se hicieron 6 terrarios, cada uno con 20 individuos recién emergidos. Se examinaron individuos recién emergidos y de 5, 10, 15 y 20 días de edad. Los insectos fueron disecados para obtener los sistemas reproductivos que fueron fijados en AFATD (alcohol etílico 96°- formol- ácido tricloracético-dimetilsulfóxido), pasados a alcohol etílico de 96° y finalmente dibujados bajo el estereomicroscopio con ayuda de la cámara clara. Los sistemas reproductivos fueron analizados considerando el estado morfo-fisiológico de los ovocitos en las hembras y de los folículos testiculares y reservorios glandulares en los machos siguiendo las técnicas de Martínez (2002).

Para conocer el desarrollo preimaginal se elaboraron 13 terrarios cada uno, con 20 individuos recién emergidos. Se revisaron a los 3 días, después cada 5 días hasta los 25 días. Para cada estado del desarrollo los individuos fueron fijados en el líquido de Kaad (Carne, 1951). Las estructuras correspondientes a diferentes estados fueron dibujados bajo el estereomicroscopio con ayuda de la cámara clara.

RESULTADOS

En *Blackburneus saylorea* la proporción de sexos es de 2 hembras por un macho.

El aparato reproductor de las hembras está formado por dos ovarios, cada uno con 4 ovariolas. Dos oviductos laterales cortos y un oviducto común que desemboca en la cámara genital. Tienen una espermateca con su glándula y un conducto que desemboca también en la cámara genital (Fig. 1 A). Los machos tienen dos testículos, cada uno con 5 folículos testiculares del mismo tamaño que se continúan con sus respectivos conductos deferentes que desembocan en el bulbo eyaculador, que desemboca en el saco interno dentro del edeago. También presentan dos glándulas accesorias con sus conductos que desembocan también en el bulbo eyaculador (Fig. 1 B).

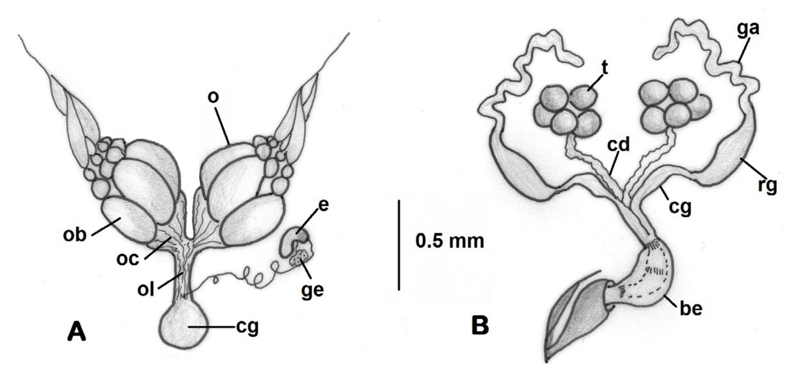


Figura 1. Esquemas de los sistemas reproductivos *Blackburneus saylorea.* A. de la hembra (e, espermateca; cg, cámara genital; ge, glándula de la espermateca; o, ovario; ob, ovocitos basales; oc, oviducto común; ol, oviducto lateral). B. del macho (be, bulbo eyaculador; cd, conductos deferentes; cg, conductos glandulares; ga, glándulas accesorias; rg, reservorio glandular; t, testículos).

Maduración sexual. Tanto las hembras como lo machos de esta especie emergieron madurando. En las hembras recién emergidas se presentaban ya los ovocitos basales en vitelogénesis, en los machos los testículos eran grandes y en los reservorios había algo de secreciones (Cuadro 1).

Cuadro 1. Dimensiones de los ovocitos basales, folículos testiculares y reservorios glandulares en hembras y machos respectivamente de *Blackburneus saylorea*. En cada caso se tomaron 10 medidas.

EDAD (días)	HEMBRAS ovocitos basales longitud (mm) ± ds	MACHOS folículos testiculares longitud (mm) ± ds	reservorios glandulares vol (x 10^{-3} mm^3) ± ds
1	0.11±0.04	0.25±0.01	3.0±1.4
5	0.32±0.04	0.20±0.00	5.5±2.7
10	0.37±0.12	0.24±0.03	5.7±2.7
15	0.37±0.09	0.19±0.01	6.8±2.9
20	0.11±0.03		

La madurez sexual de las hembras se presentó claramente a los 10 días de la emergencia, aunque algunas de ellas comenzaron a ovipositar entre los 5 y los 10 días de la emergencia. A los 10 días los ovocitos basales de todas las ovariolas estaban maduros, listos para ser ovipositados. Las hembras antes de ovipositar tenían 3 ovocitos maduros en cada ovariola, el tamaño de puesta de los ovocitos fue de 0.49 mm en promedio (n=16 ovocitos maduros).

Es muy probable que algunos machos también hubieran alcanzado la madurez sexual antes de los 10 días de la emergencia y que hayan comenzado a copular a esa edad. Antes de copular, los machos presentaron los reservorios de mayor volumen observados, estaban llenos de secreciones que se utilizarían para acompañar a los espermatozoides durante la cópula.

Pero de los 10 a los 15 días de la emergencia, la mayoría de las hembras estaban poniendo y los machos estaban copulando (Cuadros 1 y 2).

En esta especie, en condiciones de terrario, la mortandad en cada edad fue alta, pero fue más alta a los 15 y 20 días de la emergencia. A los 20 días de la emergencia casi todos los individuos que se colocaron en los terrarios estaban muertos. Al hacer la comparación entre sexos, aparentemente los machos murieron antes que las hembras (Cuadro 2).

La oviposición y el desarrollo preimaginal. Las hembras de *Blackburneus saylorea* elaboraron una cámara de puesta en la tierra a 1 o 2 centímetros de profundidad, bajo la boñiga. En cada cámara de puesta ovipositaron huevo por huevo hasta formar una puesta de 8 huevos aglutinados y pegados formando un racimo.

En la cámara de puesta se llevó a cabo el desarrollo embrionario. Las larvas estadio 1 eclosionaron del corion y subieron a la parte húmeda de la boñiga donde se alimentaron convirtiéndose en larvas estadio 2 y posteriormente en larvas del estadio 3, que ya no se alimentaron. Las larvas 3 volvieron al suelo hasta una profundidad de 2 centímetros donde formaron una cámara pupal y se trasformaron en pupas. Las pupas quedaron en esas cámaras pupales hasta que se convirtieron en jóvenes imagos que emergieron y salieron a la superficie en busca de alimento (Fig. 2).

Cuadro 2. Número y porcentaje de estados de maduración sexual de hembras y machos de *Blackburneus saylorea* encontrados en los terrarios de individuos de edad conocida. (n_1), número de individuos disecados; (n_2), número de individuos disecados; em, en maduración; ap, antes de puesta; dp, después de puesta; ac, antes de cópula; dc, después de cópula.

EDAD	INDIVIDUOS EN TERRARIOS	INDIVIDUOS ENCONTRADOS		HEMBRAS				MACHOS			
	(n)	(n)		disecadas	madurez (%)			disecados	madurez (%)		
		hembras	machos	(n)	em	ap	dp	(n)	em	ac	dc
1				4	100			3	100		
5	40	14	1	10	10	90		1	?		
10	40	14	6	14		50	50	6		67	33
15	20	6	4	6		50	50	4		50	50
20	20	2	0	2			100	0			

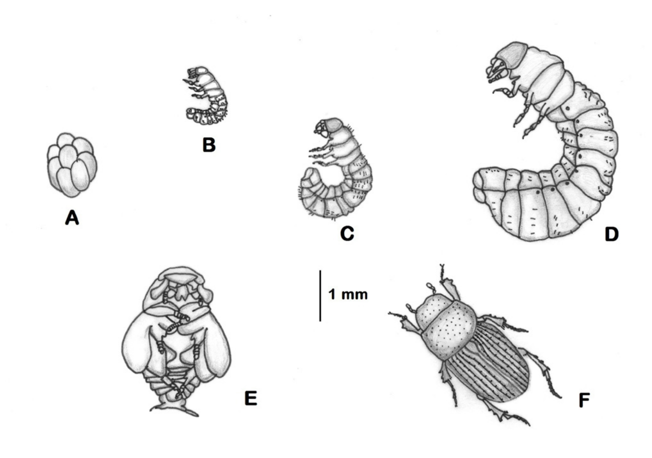


Figura 2. Esquema de la puesta y estados del desarrollo preimaginal de *Blackburneus saylorea*. (A, puesta; B, larva de estado 1; C. larva del estado 2; D, larva del estado 3; E, pupa; F, imago joven.

El desarrollo preimaginal duró aproximadamente de 25 a 26 días. El desarrollo embrionario duró de 4 a 5 días. El desarrollo larval, que presentó tres estadios larvales, duró aproximadamente 16 días. El estadio de larva 1 fue muy corto, duró cuando mucho 1 día, el estadio larval 2 duró 10 días y el estadio larval 3 duró entre 4 y 5 días. El desarrollo pupal duró más o menos 5 días (Cuadro 3).

Cuadro 3. Duración de los periodos del desarrollo preimaginal en *Blackburneus saylorea.*

PERIODOS	ESTADOS	DURACIÓN (días)
embrionario	embrión	4-5
	larva 1	1
larval	larva 2	10
	larva 3	5
pupal	pupa	5

Esta especie se estuvo reproduciendo durante todo el año en condiciones de terrario, como ocurre en condiciones de campo. Su ciclo de vida duró aproximadamente 45 días. El desarrollo de huevo a imago joven duró aproximadamente 25 días. Los imagos jóvenes maduraron sexualmente entre los 5 y los 10 días después de la emergencia, el periodo de reproducción duró aproximadamente 10 días durante los cuales copulan y las hembras ovipositan de 2 a 3 veces, y después mueren. Es una especie multivoltina, se reproduce durante todo el año.

DISCUSIÓN

El sistema reproductivo de las hembras de *Blackburneus saylorea,* en términos generales es semejante al que se ha observado en otras especies de Aphodiini (Martínez *et al*., 2001), sin embargo es la única especie observada hasta ahora, que presenta sólo cuatro ovariolas en cada ovario, lo que indicaría que es una especie menos fecunda. En las otras especies estudiadas se han encontrado 5, 6, 7, 9 y hasta 11 ovariolas por ovario, excepto en *Aegialia blanchardi* (Horn, 1887) que presenta 3 ovariolas por ovario (Stein, 1847; Willimzik, 1930; Ritcher y Baker, 1974; Yosida, 1994; Gittings y Giller, 1997; Martínez *et al.*, 2001a)

En cuanto a los machos de *Blackburneus saylorea*, también el plan general del sistema reproductivo es semejante al de los otros machos estudiados, aunque el número de folículos testiculares es de 5 por testículo y no de 6 o 7 como tienen los machos de otras especies (Bordas, 1900; Pluot-Sigwalt y Martínez, 1998; Martínez *et al*., 2001a)

Blackburneus saylorea como la mayoría de los Aphodiini es una especie endocóprida o moradora, a diferencia de los Scarabaeinae y de los Geotrupinae que tienen un comportamiento telecóprido y/o paracóprido (Halffter y Edmonds, 1982). *Blackburneus saylorea* come y se reproduce en el interior del excremento, aunque la oviposición, el periodo pupal y la transformación a imago, se lleva a cabo en la tierra.

El comportamiento de oviposición de *Blackburneus saylorea* es semejante al descrito en otra especie mexicana de Aphodiini, *Gonaphodiellus opisthius* (Martínez M. y Alvarado 2001). Ambas especies elaboran pequeñas cámaras en el suelo bajo el estiércol donde ovipositan, lo que se cree que es un comportamiento primitivo según Yoshida y Katakura (1992) y Vitner (1998).

Así como *Blackburneus saylorea*, solo se ha encontrado otra especie multivoltina del mismo grupo, *Planolinellus. vittatus* (Say, 1825) (Martínez M. y Suárez. 2006; Cabrero-Sañudo *et al*., 2007a; Martínez, 2008), ambas especies están presente durante todo el año y producen varias generaciones.

Los ciclos reproductivos también se conocen en algunas especies presentes en la parte oriental de la Sierra Madre Oriental: *Agrilinellus ornatus* (Schmidt, A,, 1911), *Cephalocyclus durangoensis* (Bates, 1887), *C. hogei* (Bates, 1887), *Gonaphodiellus opisthius* (Bates, 1887) *y Liothorax levatus* (Schmidt, A,, 1907). Estas especies son univoltinas, por lo que emergen una vez al año, se reproducen y después la nueva generación entra en diapausa durante varios meses dependiendo de la especie (Cruz *et al*., 2002; Martínez M., 2005; Martínez M. y Suárez 2006; Cabrero-Sañudo *et al*., 2007a).

Es obvio que la biología de los escarabajos estercoleros se ha estudiado en muy pocas especies a pesar de la importancia biológica, ecológica y económica que tienen en los ecosistemas de pastizales. Dado que los ecosistemas de pastizales-ganado son importantes para la alimentación humana, es necesario estudiar y comprender el proceso natural de estos ecosistemas. Así mismo, sería conveniente regular la aplicación de pesticidas y de medicamentos veterinarios en las áreas ganaderas de nuestro país, ya que el uso de la mayoría de estos productos representa una gran amenaza para la conservación de los escarabajos del estiércol, otras especies de la fauna edáfica y también para

el hombre. Se conoce que el uso de pesticidas puede hacer desaparecer poblaciones completas de escarabajos así como de otras especies importantes del suelo, y producir graves enfermedades en el hombre (Martínez y Lumaret, 2006). Otro aspecto importante que debería ser considerado y estudiado es el valor económico que representa la presencia de estos insectos en los pastizales, sobre todo para la economía de los ganaderos (Losey y Vaughan, 2006), lo cual no es conocido aun en México.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo está dedicado al Dr. Gonzalo Halffter Salas por su amistad y el apoyo brindados durante años, a la primera autora. Agradecemos a Marco Dellacasa (Museo de Historia natural de la Universidad de Pisa, Italia) por la determinación de la especie. A Marco A. Izaguirre por las facilidades otorgadas muchos años para trabajar en los pastizales de su rancho Pextlan. A dos revisores anónimos por sus comentarios y sugerencias. Este estudio fue financiado por el Instituto de Ecología A.C.

LITERATURA CITADA

Bordat, P. 2003. *Haroldaphodius* et *Euhemicyclium* nouveaux genres d'Aphodiinae et leurs espèces (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Nouvelle Revue d'Entomologie,* 19: 235-248.

Bordas, L. 1900. Recherches sur les organes reproducteurs males des Coléoptères. *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie et Biologie Animale*11:283-448.

Bryan, R.P. 1973. The effects of dung beetle activity on the number of parasitic gastrointestinal helminths larvae recovered from pasture samples. *Australian Journal of Agricultural Research,* 24: 161-168.

Cabrero-Sañudo F. J., I. Martínez M. y N. Trotta-Moreu. 2007a. Phenology, reproductive cycles, and species composition of a dung beetle community (Coleoptera: Scarabaeoidea) from a high mountain pasture system on the Sierra Madre Oriental (Veracruz, Mexico). *Proceedings of the Entomological Society of Washington,* 109: 813-828.

Cabrero-Sañudo, F. J., M. Dellacasa, I. Martínez M. y G. Dellacasa. 2007b. Estado actual del conocimiento de los Aphodiinae mexicanos (Coleoptera: Scarabaeoidea: Aphodiidae). Pp. 69-92. In: M. Zunino and A. Melic (Eds.). *Escarabajos, diversidad y conservación biológica. Ensayos en homenaje a Gonzalo Halffter*. Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.), Monografías 3ercer Milenio, Vol. 7. Zaragoza, España.

Cabrero-Sañudo, F. J., M. Dellacasa, Martínez, M, I., J. M. Lobo y Giovanni Dellacasa. 2010. Distribución de las especies de Aphodiinae (Coleoptera, Scarabaeidae, Aphodiidae) en México. *Acta Zoológica Mexicana,* 26(2):323-399.

Chirico, J., S. Wiktelius y P. J. Waller. 2003. Dung beetle activity and development of trichostrongylid eggs into infective larvae in cattle faeces. *Veterinary Parasitology,* 118(1-2): 157-1163.

Carne, P.B. 1951. Preservation techniques for Scarabaeid and other insect larvae. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales,* 76(2):26-30.

Cruz, M., I. Martínez M. y M. Alvarado. 2002. Population and reproductive features of *Aphodius (Trichaphodius) opisthius* Bates and *Cephalocyclus hogei* Bates (Coleoptera, Aphodiidae: Aphodiinae). *The Coleopterists Bulletin,* 56: 221-235.

Dellacasa, M. 1987a. Contribution to a world-wide catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitotrogidae. *Memorie della Società Entomologica Italiana,* 66: 1-456.

Dellacasa, M. 1987b. Contribution to a world-wide catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitotrogidae. *Supplemento Memorie della Società Entomologica Italiana*, 67: 1-231.

Dellacasa, M. 1988a. Contribution to a world-wide catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitotrogidae (Part II). *Memorie della Società Entomologica Italiana,* 67: 1-237.

Dellacasa, M. 1988b. Contribution to a world-wide catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitotrogidae. Addenda et corrigenda (First Note). *Memorie della Società Entomologica Italiana*, 67: 291-316.

Dellacasa, M. 1991. Contribution to a world-wide catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitotrogidae. Addenda et corrigenda (Second Note). *Memorie della Società Entomologica Italiana,* 70: 3-57.

Dellacasa, M. 1995. Contribution to a world-wide catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitotrogidae. Addenda et corrigenda (Third Note). *Memorie della Società Entomologica Italiana,* 74: 159-232.

Dellacasa, M. y G. Dellacasa. 2005. Comments on some systematic and nomenclatural questions in Aphodiinae with descriptions of new genera and on Italian taxa (Coleoptera Aphodiidae). *Memorie della Società Entomologica Italiana,* 84: 45-101.

Dellacasa, G., P. Bordat y M. Dellacasa. 2001. A revisional essay of world genus-group taxa of Aphodiinae (Coleoptera Aphodiidae). *Memorie della Società Entomologica Italiana,* 79: 1-482.

Dellacasa, M., G. Dellacasa y P. Bordat. 2002a. Systematic redefinition of taxa belonging to the genera *Ahermodontus* Báguena, 1930 and *Ammoecius* Mulsant, 1842, with description of the new genus *Vladimirellus* (Coleoptera; Aphodiidae). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungarica,* 48: 269-316.

Dellacasa, M., R. D. Gordon y G. Dellacasa. 2002b. Aphodiinae described or recorded by Bates in Biologia Centrali-Americana (Coleoptera Scarabaeoidea:

Aphodiidae). *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 86: 155-223.

Dellacasa, M., R. D. Gordon y G. Dellacasa. 2004. Systematic redefinition of *Calamosternus colimaensis* (Hinton, 2934) and its sibling species, *Calamosternus uniplagiatus* (Waterhouse, 1875) (Scarabaeoidea: Aphodiidae). *Folia Entomológica Mexicana,* 43: 131-134.

Durie, P. 1975. Some possible effects of dung beetle activity on the infestation of pastures by intestinal worm larvae of cattle. *Journal Applied Ecology*. 12: 827-931.

Fincher, G. T. 1975. Effect on dung beetle activity on the number of nematode parasitoid required by grazing cattle. *Journal of Parasitology,* 61: 759-762.

Fincher, G. T. 1981. The potential value of dung beetles in pasture ecosystems. *Journal of Georgia Entomological Society,* 16: 316-333.

Gittings, T. y P. S. Giller. 1997. Life history traits and resource utilization in an assemblage of north temperate *Aphodius* dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Ecography,* 20:55-66.

Gordon, R. D. y P. E. Skelley. 2007. A monograph of the Aphodiini inhabiting the United States and Canada (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). *Memoirs of the American Entomological Institute,* 79: 1-580.

Halffter, G. y D. Edmonds. 1982. *The nesting behaviour of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach*. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Veracruz, México.

Hanski, I. 1991. North temperate dung beetles [75-96]. In: Hanski, I. and Y. Cambefort (Eds.). *Dung beetle ecology*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.

Hanski, I. and Y. Cambefort .1991. *Dung Beetles Ecology.* Princeton University Press, Princenton, New Jersey.

Losey, J. E. y M. Vaughan. 2006. The economic value of ecological services provided by insects. *BioScience,* 56(4):311-323.

Lumaret, J. P. 1980. *Les bousiers.* Balland, France.

Lumaret, J. P. y I. Martínez M. 2005. El impacto de los productos veterinarios sobre los insectos coprófagos: consecuencias sobre la degradación del estiércol en pastizales. *Acta Zoológica Mexicana,* 21: 137-148.

Lobo, J. M. 2000. Species diversity and composition of dung beetle (Coleoptera: Scarabaeoidea) assemblages in North America. *The Canadian Entomologist,* 132:

Martínez, M. I. 2002. Técnicas básicas de anatomía microscópica y de morfometría para estudiar los insectos. *Boletín de la de la Sociedad Entomológica Aragonesa,* 30:187-195.

Martínez, M., I. 2005. Abundancias poblacionales y ciclos reproductivos de tres especies de escarabajos estercoleros (Coleoptera: Aphodiinae: Aphodiini) del volcán Cofre de Perote, Veracruz, México. *Folia Entomológica Mexicana,* 44: 27-36.

Martínez, M. I. 2008. Bionomía del escarabajo estercolero *Planolinellus vittatus* (Say, 1825) (Coleoptera: Aphodiinae) en el Volcán Cofre de Perote, Veracruz, México. *Dugesiana* 15(2):131-140.

Martínez, M. I. y M. Alvarado. 2001. Comportamiento de nidificación en *Aphodius (Trichaphodius) opisthius* Bates. *Elytron,* 15:73-78.

Martínez, M. I., M. Cruz R. y J. P. Lumaret. 2000. Efecto del diferente manejo de los pastizales y del ganado sobre los escarabajos coprófagos *Ataenius apicalis* Hinton y *Ataenius sculptor* Harold (Scrabaeidae: Aphodiinae: Eupariini). *Acta Zoológica Mexicana* ,80:185-196.

Martínez, M. I., C. Deloya y M. Dellacasa. 2001a. Anatomical and functional data on female and male reproductive systems of some dung beetles species of Aphodiinae and Eupariinae inhabiting México (Coleoptera: Aphodiidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington,* 103(1):227-248.

Martínez, M. I., J. P. Lumaret y M. Cruz R. 2001b. Suspected side effects of an herbicide on dung beetle populations (Coleoptera: Scarabaeidae). *Comptes Rendus de l´Académie des Sciences. Paris. Sciences de la Vie,* 324:989-994.

Martínez, M. I. y J. P. Lumaret. 2006. Las prácticas agropecuarias y sus consecuencias en la entomofauna y el entorno ambiental. *Folia Entomológica Mexicana,* 45(1):57-68.

Martínez M. I. y M. T. Suárez. 2006. Phenology, Trophic Preferences, and Reproductive Activity in Dung Beetle Species (Coleoptera: Scarabaeoidea) in El Llano de las Flores, Oaxaca, México. *Proceedings of the Entomological Society of Washington,* 108(4):774-784.

Pluot-Sigwalt, D. y I. Martínez M. 1998. Anatomie morpho-fonctionnelle de l'appareil génital mâle des Coléoptères Scarabaeoidea coprophages: données comparatives. *Annales de la Société Entomologique de France* ,34: 419-444.

Ritcher P. O. & C. W. Baker. 1974. Ovariole numbers in Scarabaeoidea (Coleoptera: Lucanidae, Passalidae, Scarabaeidae). *Proceedings of Entomological Society of Washington,* 76: 480-494.

Rougon, D., C. Rougon, J. Trichety y J. Levieux. 1988. Enrichissement en materie organique d´un sol sahélien au Niger par les insectes coprophages (Coleoptera, Scarabaeidae). Implications agronomiques. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol,* 25: 413-434.

Stebnicka, Z. 2000. A new genus for Nearctic *Pleurophorus ventralis* Horn, 1887, with phylogenetic inferences (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae: Aphodiini). *Acta Zoologica Cracoviense* ,43: 287-291.

Stein, F. 1847. *Vergleichende Anatomie und Physiologie der Insekten. I. Die weiblichen Geschlechtsorgane der Käfer.* Dunker und Humblot, Berlin.

Vitner, J. 1998. Reproductive biology of the Central European *Aphodius* species with large scutellum (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae,* 62: 277-253.

Yokoyama, K., H. Kai, T. Koga y T. Aibe. 1991. Nitrogen mineralization and microbialpopulations in cow dung, dung balls and underyling soil affected by paracoprid dung beetles. *Soil Biology & Biochemistry,* 23(7):643-647.

Yoshida, N. y H. Katakura. 1992. Evolution of oviposition habits in Aphodius dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Pan-Pacific Entomologist,* 68(1):1-7.

Yosida, N. 1994. Reproductive traits of *Aphodius* in temporal utilization patterns of dung pats among three scarabaeid dung beetles. *Reseach on Populations Ecology,* 29:167-177.

Willimzik, E. 1930. Uber den Bau der Ovariolen verchiedener Coprophager Lamellicornier und ihre beziehung zur Brutpflege. *Zeitschrift fur Morhphologie und Ökologie der Tiere,* 18: 669-700.

Ziani, S. 2002. A new genus and species of Aphodiini (Coleoptera: Aphodiidae) inhabiting burrows of small mammals in Lebanon's mountains. *Zoology in the Middle East,* 27: 101-106.

Recibido: 31 de octubre 2011
Aceptado: 11 de enero 2012